

關於蜜蜂如何確定蜜源的研究進展

周靜靜¹、鄭如光^{2*}、繆曉青¹

¹福建農林大學蜂療研究所

²福建省科學技術協會 福州 350002

摘 要

本文回顧了關於蜜蜂確定蜜源地的兩種“語言”假說，同時對蜜蜂如何確定蜜源好壞的進展作了論述。

關鍵字：蜜源、舞蹈語言假說、氣味語言假說、綜合假說。

前 言

採集活動是工蜂生命過程中最重要的一種行為，整個過程如下：偵察蜂負責搜索有豐富飼料的蜜源，一旦發現優良蜜源，採到花蜜後立刻返巢，通過各種方式向其他採集蜂傳遞資訊，通知他們前去採集。那麼偵察蜂是通過哪些方式傳遞蜜源資訊的呢？

兩種假說的爭論

1937年，弗裏希教授（Karl von Frisch）做了一個關於蜜蜂語言的報告，同年這篇文章的總結就發表在 *Science Progress* 上，在文中，他提出了氣味語言學

*論文聯繫人

說，他指出：“除了沒有香氣的花外，實驗都是成功的，於是不難發現蜜蜂之間交流的方式”，“一系列的實驗都證明，舞蹈之後採集蜂先在近距離範圍內搜索，然後再向遠距離，最後是整個的飛翔區”。他聲稱這些都支援氣味學說模型^[1]。這篇文章實際上是弗裏希教授氣味語言學說的代表。

可是後來的實驗又使他改變了這個觀點，認為舞蹈語言中舞蹈所傳達的資訊遠比氣味重要，通過它可以判斷蜜源的方向和距離，只有在近距離的時候氣味才有用。研究證明採集到花蜜、花粉或糖漿等的偵察蜂，返回蜂巢在巢脾上吐出花蜜後，就在其表面跳起不同的舞蹈，向周圍的追隨蜂報告蜜源的資訊，這些舞蹈有圓舞，擺尾舞以及介於這兩者之間的新月舞。舞蹈中蜜蜂直線爬行和重力線之間的角度表示了蜜源、蜂巢、太陽三者的角度關係，獲得這些資訊之後，追隨蜂直接前往蜜源^[2]。他 1946 年在 *Apis mellifera* 上發表的這篇文章被認為是其舞蹈語言學說的形成的標誌。

1967 年，美國加利福尼亞大學溫納（Adian M. Wenner）等人對蜜蜂的舞蹈學說提出了質疑，研究結果使他們更推崇弗裏希最初的氣味假說，而非後來的舞蹈假說，他們認為蜜蜂僅依靠偵察蜂帶回的花香和蜜源地特殊氣味來找到蜜源。溫納的這篇《蜜蜂語言假說》的著作在蜜蜂界挑起了一場大論戰，促使科學家們重復了弗裏希的實驗並設計進行了多種其他實驗來更深入的瞭解蜜蜂的通訊方式。

古爾德等（1975 年）做了一個有趣的實驗，他將偵察蜂頭頂上的三隻小眼塗

蓋上，這樣它們比正常蜂對光的敏感度小得多，在觀察箱裏放一隻燈泡，其亮度足以使未塗蓋蜂當作太陽並以它為定向獲得舞蹈蜂傳遞的資訊，對於塗蓋小眼的蜂，由於感光不敏感，仍以太陽為定向進行舞蹈，調整電燈的位置，追隨蜂就能從舞蹈蜂舞蹈中得到錯誤的指示，結果是追隨蜂到達了沒採訪過的飼料點，這證明追隨蜂應用了舞蹈語言傳遞的資訊。施裏克在飼喂蜜蜂時加入半致死量的對硫磷，使其神經系統紊亂，從而導致舞蹈資訊錯誤，得到了同樣的結果^[3]。

1975年，我國科學家李紫賢在他的文章《對中蜂聯絡信號探討》中對蜜蜂舞蹈行為的本質作了新的解釋。他通過幾年對中蜂和西蜂舞蹈的觀察、再測的資料得出：在蜜蜂舞蹈語言中最重要的是擺腹發臭行為，擺腹的方向、次數、頻率、間歇次數都包含著蜜源地相關資訊。擺腹發臭時的種種輔助動作的作用是造就固有的頻率氣味，傳遞某種特定資訊。他認為兩個現象有一定的作證價值：(1)，當蜜蜂舞蹈時，追隨蜂總是用觸角伸向舞蹈蜂的尾部，這時在舞蹈蜂的頭部的工蜂，也會立刻向擺腹時的尾部沖去，觸角指向尾部。(2) 在實驗中破壞一些蜜蜂的觸角，結果沒有觸角的蜜蜂不再追隨舞蹈蜂^{[4][5]}。

1982年，菲舍爾和澤勒（Visscher, P.K. and Seeley, T.D）用整個夏天觀察一群蜂的舞蹈並記錄了舞蹈指示的方向和距離資訊，做成採集圖後他們發現，舞蹈語言所傳遞的資訊是資訊加工系統的重要組分，能使蜂群保持一貫的和有收穫的採集。蜂群能集中處理偵察蜂的傳遞的資訊並應用到採集行動中，不斷的把採集力量集中到能得到的最好的蜜源地去。這兩位科學家的觀察結果產生了另一個重

要問題：蜂群是如何決定那一片蜜源是最好的呢？關於這個問題在後面的一種假設處給出了解答。

米切爾森等人 (Mivhrldrn *et al.*, 1987) 用微音器探測了舞蹈產生的聲音，指出蜜蜂在跳擺尾舞時能產生一系列脈動聲音，追隨蜂觸角接近舞蹈蜂腹部，通過感受空氣振動來獲取這些聲音資訊。基希納和林道爾 (Kirchmer and Lindauer, 1988) 通過計算得出：舞蹈時產生聲音的持續時間與蜜源地的距離呈一定的線性關係，於是他們認為舞蹈的聲音信號可能含有方向和距離資訊，是舞蹈語言的一個要素。後來的科學家還對蜜蜂的聽覺器進行了研究，托溫和基希納認為最大的可能是位於觸角梗節上的約翰斯通氏器官。

爲了進一步的研究蜜蜂的舞蹈語言，丹麥的切爾森和安德森 (1989) 與德國希爾納和林道爾研製了一個舞蹈蜂機器模型，用它研究蜜蜂的舞蹈語言，實驗結果表明，蜜蜂的確能從機器蜂的舞蹈中獲得方向和距離的資訊，身體擺動和聲音信號對資訊的成功傳遞起著重要作用。他們的機器蜂實驗進一步肯定了弗裏希的蜜蜂語言的研究成果，並且有了新的發現，他們認為在舞蹈語言還有許多成分未被發現，有待於進一步的研究。

以上的實驗結果從不同的方面肯定了弗裏希教授的觀點。但是隨著對其研究方法的質疑以及氣味學說的提出，此觀點也受到了挑戰。在溫納 1990 年出版的《對於蜜蜂語言爭論的剖析》一書中指出：蜜蜂出巢在下風頭以“之”形飛翔，實際上是爲了最大限度的應用蜜源的氣味，他還指出弗裏希之所以得到舞蹈語言

的結論實際上是因為他對實驗的氣味條件控制不夠嚴格。同時舞蹈語言不能解釋為什麼蜜蜂能到達舞蹈沒有指示的地方，這些都為氣味語言學說提供了有利的支援^[6]。

新的進展

關於舞蹈語言和氣味語言的爭論一直持續不休，那麼這兩種學說真的是“水火不容”嗎？

後來的科學家對此做了一些解釋，中國農業科學院蜜蜂研究所黃文誠教授的在他的《蜜蜂舞蹈語言的爭論》一文中，指出弗裏希和溫納爾的實驗結果之所以不同是因為他們訓練蜜蜂的方法不同，弗裏希在實驗開始時用稀糖漿訓練最先發現飼料點的蜜蜂，只引發了少量的甚至沒有舞蹈，改用較濃的糖漿後，才得以開始觀察偵察蜂和追隨蜂的行為。而溫納在開始試驗時就立刻訓練蜜蜂熟悉一種加香精的濃糖漿，再觀察資訊傳遞行為，在這種條件下，觀察以前就已經發生舞蹈行為了。古爾德用弗裏希的方法實驗時得到了支援舞蹈語言的結果，而用溫納的方法作同樣試驗時，追隨蜂僅根據香味找到蜜源。在自然條件下，弗裏希和溫納的訓練方法實際上是對應著兩種不同的情況，前者是對應蜂群的偵察蜂發現一片新的高質量的蜜源，後者對應著蜂群在採集穩定持久的蜜源，這種情況下沒有舞蹈也能發生追隨現象，因為蜜蜂已熟悉了特定地點和香味之間的聯繫，形成了條件反射^[7]。

1999年，在蜜蜂世界（Bee World）上，BARRY J SONOVAN 提出了一種新的假說，即把這兩種語言假說結合起來的綜合假說，他認為不論是舞蹈語言假說還是氣味語言假說都存在兩點不足之處：一是對蜜蜂對所處的現實環境考慮不夠，二是忽略了舞蹈語言中還包含了除蜜源方向和距離之外的更多的資訊。

他認為與蜜蜂舞蹈有關的環境實際上是這樣的：當蜜蜂在飛翔範圍內發現一種新蜜源時，那麼極有可能在這個範圍內有其他的相同的蜜源也可以相繼被利用，例如，當在蜜蜂飛翔範圍內有桂樹開花時，那麼極有可能此範圍內的其他的桂樹也會相繼開花。蜜蜂攜帶著這種蜜源（桂花）的氣味，向其他的追隨蜂傳遞了除了舞蹈語言之外的額外的資訊，那就是有相同氣味的其他新的蜜源（桂花）也可以被利用了，進一步講，如果偵察蜂在一個新地方發現蜜源，也說明其他蜂巢的蜂也可以或者不久發現這個蜜源地，這就意味著它會面臨著不僅是同巢蜂而且是異巢蜂的採集壓力，於是追隨蜂就會產生兩種可能的行為：

1. 利用偵察蜂舞蹈表達的距離和方向資訊，採訪偵察蜂剛採訪過的蜜源地。（近距離範圍內通過氣味）。

2. 利用偵察蜂舞蹈語言中傳遞的距離和方向資訊來避開這些蜜源地，而向其他方向搜索，來發現相同的新蜜源，在這個過程中利用的主要是舞蹈蜂所帶有的氣味。

通過這兩種行為蜜蜂可以最大可能的獲得採集成功並且使所在的蜂群在採集競爭中獲勝。BARRY J SONOVAN 的觀點認為一些蜜蜂的確應用氣味來尋找

有新蜜源的新蜜源地，同時蜜蜂也應用舞蹈語言中的距離和方向資訊來前往或者避開已經發現的新蜜源所在地。這也解釋了為什麼蜜蜂能夠到達那些舞蹈蜂未表示的但有同樣氣味的地方。

BARRY J SONOVAN 還用他的新假說解釋了一個重要問題，也就是前面提到的菲舍爾和澤勒的觀察結果產生的蜂群是如何決定蜜源好壞的問題，他認為最主要的決定因素是蜜源地的大小、蜜源質量、採集壓力，蜜蜂無疑會避開那些小、低質量且採集壓力大的蜜源地，他認為既然在分蜂時偵察蜂可以確定蜂群所在地的大小、乾燥程度、方向，沒有理由不相信採集中的偵察蜂也具有相同的對蜜源地大小等情況的判斷力，同時他認為工蜂的日齡也會影響到蜜蜂對蜜源的判斷，可能日齡低的工蜂易於到達舞蹈指示的地方，而日齡高的則易於避開這些地方去尋找新的蜜源^[8]。

參考文獻

FRISCH, K., von .The language of bees, Science Progress, 1937(32), 125: 29-37

FRISCH, K., von .The dances of the honey bee, Bulletin of Animal Behaviour, 1947, 5: 1-32

黃文誠. 蜜蜂的舞蹈語言，生物學通報，1994，4：7-9

李紫賢. 蜜蜂行爲（一），蜜蜂雜誌，1994，1：21-23

李紫賢. 蜜蜂行爲（二），蜜蜂雜誌，1994，2：38-39

黃文誠. 蜜蜂舞蹈語言的爭論，養蜂科技，1994，3：5-8

Wenner, A.M., Wells, P.H. Anatomy of a controversy: the question of a 'language' among bees, Columbia University Press; NY, USA 1990

BARRY J. SONOVAN, A. Comprehensive honey bee dance and odour ‘language’ hypothesis, ,Bee World, 2000, 81: 5-9

Research Development on How Bee Determine Food Location

Abstract: This paper reviews the two hypothesis about how bee find food location, at the same time show the progress on how bee determine the quality of the food resource.

Key words: food resource, dance language hypothesis, odour language hypothesis, comprehensive language hypothesis.